ISSN 0524-9511

R 2 -

REVISTA

DEL

MUSEO ARGENTINO DE CIENCIAS NATURALES «BERNARDINO RIVADAVIA»

E

INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACION DE LAS CIENCIAS NATURALES

DIRECTOR: JOSE MARIA GALLARDO

Paleontologia **Tomo II, Nº 3**

PARASITOS, MARSUPIALES Y DERIVA CONTINENTAL

POR

GUILLERMO DEL CORRO

TOMO DEL SESQUICENTENARIO

1823 - 1973

BUENOS AIRES

1977

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO LA PLATA

BIBLIOTECA

30 SET 1977

El presente trabajo se ha financiado con un subsidio del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, que no se hace responsable del contenido del mismo

Impreso en ZLOTOPIORO S.A.C.I.F. - Sarmiento 3149 - Buenos Aires - Argentina

REVISTA
DEL
MUSEO ARGENTINO DE CIENCIAS NATURALES «BERNARDINO RIVADAVIA»
E
INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACION DE LAS CIENCIAS NATURALES
DIRECTOR: JOSE MARIA GALLARDO

Paleontología **Tomo II, Nº 3**

30 SET

PARASITOS, MARSUPIALES Y DERIVA CONTINENTAL

POR GUILLERMO DEL CORRO

El parasitismo es un fenómeno antiguo que se pierde en el registro paleontológico a través del tiempo geológico. Pero, los parásitos no nos han dejado sus fósiles por carecer de esqueleto y los intentos para trazar su antigüedad, se apoyan principalmente en su anatomía moderna y en parte en la paleontología de sus huéspedes.

Según Cameron (1950), Jean Baer ha reconocido dos tipos de especificidad del huésped:

1° Filogenética, tal como es observada en los cestodes tenioides y en muchos nematodes: solamente huéspedes "naturales" pueden ser infestados. Este tipo de especificidad es muy antiguo y es probable que los huéspedes ya hospedaron estos parásitos hacia tiempos del gran impulso evolutivo que tuvieron los vertebrados terrestres hacia el fin del mesozoico.

2° Etnológico, que es observado en los trematodes digenéticos, la infección depende principalmente de la naturaleza del alimento, probablemente es una adaptación relativamente reciente, cuando los grandes grupos de vertebrados estaban ya establecidos.

Se dice que huéspedes emparentados tienden a tener parásitos emparentados, sin embargo expresa Cameron *(op. cit.)* esta generalización debe ser interpretada con cuidado, pues un examen de la fauna parásita de vertebrados vivientes, nos demuestra que esto también es dependiente del medio ambiente pasado y presente y de los hábitos del huésped, factores que no están muy comprendidos. Un cambio de clima o en los hábitos de alimen-

tación del huésped alterará el cuadro parasitario y, por esta razón, aún huéspedes íntimamente emparentados pueden tener diferente fauna parásita.

De acuerdo al autor citado, existen muy pocas dudas de que las formas parásitas de nematodes son de origen polifilético; de estos los Oxyúridos son los menos alterados morfológicamente, aunque sus ciclos de vida y especificidad de huésped están entre los más especializados.

Los nematodes bursados, grupo enorme, con una considerable variedad de tipos con tres grupos básicos, de los cuales nos interesa el de los esclerostomos (que se encuentran en el intestino grueso), que se hallan en una gran variedad de animales pero que alcanzan su mayor variedad y abundancia en los elefantes, equinos, rinocerontes y en los marsupiales australianos, no se encuentra ninguno en los marsupiales sudamericanos. Dos especies se hallan en el tapir americano, pertenecientes a géneros hallados en elefantes y rinocerontes, sin embargo no hay ninguna en el tapir asiático; varias especies se encuentran en el avestruz (Africa) y en el ñandú (Sudamérica).

Cameron *(op. cit.)* ha expresado (p. 10): La presencia de 14 géneros de esclerostomos en los marsupiales australianos y tantos en equinos, rinocerontes y elefantes sugiere un origen temprano y común para estos grupos. Su ausencia completa en los marsupiales sudamericanos sugiere una temprana divergencia de las formas australianas del principal tronco marsupial. «It is possible to postulate a double origen of the marsupial —an early divergence of the South American forms in the early Cretaceous from the main pre-placental stem, and a later departure of the Australian marsupials (some of which actually do have a primitive placenta) in the later Cretaceous from the primitive placental stem».

"Ha sido sugerido que los mamíferos placentarios descendieron directamente e independientemente de los pantoterios, y que los actuales marsupiales se desarrollaron independientemente en el Mesozoico superior".

"The parasitological evidence suggests that while this may well be true for the American marsupials, it is not true for the Australian ones and that these two groups are not only closely related to each other, but may well belong to different orders of mammals".

En los marsupiales sudamericanos se encuentra un género de nematode, *Cruzia* muy especializado, el cual aunque obviamente un oxyúrido, es muy diferente de las otras especies en mamíferos.

Pocas dudas existen de que los Cestodes comprenden el grupo más primitivo de los vermes (tenias) parásitos y es muy posible que sean aún más primitivos que los nematodes parásitos más primarios.

Varias familias de Cestodes se encuentran en los peces Elasmobranquios

y éstas son consideradas como las espeeies más primitivas; la familia de los Proteocephalidae tiene representantes en peces de aguas dulces, anfibios y reptiles y, (siguiendo a Cameron, 1950) se acepta generalmente como que representan el tronco desde el cual los Cestodes tenioides de aves y mamíferos se han desarrollado. Se considera que la familia Anoplocephalidae es la que está más íntimamente relacionada a ese tronco original.

Se considera que el grupo más primitivo de la familia Anoplocephalidae es la subfamilia Linstowinae, un conjunto de géneros íntimamente emparentados. El género más primitivo es "*Oöchristica*" de amplia distribución mundial en reptiles, pero en sudamérica se encuentra en marsupiales, edentados y monos; en el viejo Mundo en Insectívoros y en Mustélidos. En Australia está reemplazado por *Linstowia*, género íntimamente relacionado, que parasita a monotremas y marsupiales.

La gran mayoría de los otros Cestodes tenioides son formas de aves, y cada orden de ave, y aún algunos subórdenes, poseen su particular fauna de tenias. Esta regla es tan absoluta que en opinión de Furhman, cualquier información que parezca ser excepción a esta regla es errónea. El estudio de estos Cestodes, nos enseña que un único género o una única especie, puede ser hospedada por huéspedes avianos del mismo grupo aún si están aisladas (en la actualidad) por barreras impasables; por ejemplo *Nematoparataenia*, que se considera como una mutación anormal preservada por el aislamiento de los huéspedes contiene dos especies, una en el Cisne negro de Australia y otra en el Cisne mudo en Suecia. Más adelante me referiré a los parásitos de Aves.

Cameron (1952) ha escrito, que la gran variedad de los Strongylidae (nematodes bursados) de los marsupiales Australianos, sin duda, está relacionada con la adopción de hábitos terrestres y régimen herbívoro, ya que, la infección se realiza por la deglución del nematode en estado larvario que se encuentra en el suelo. Para él, esto aconteció al finalizar el Eoceno o aún más tarde, y casi con seguridad en Australia. Sin embargo, como existe una variedad extraordinaria de Esclerostomos en los ungulados más arcaicos, que nunca penetraron en Australia, y por lo mismo, no es probable que tales vermes hayan tenido origen doble, los marsupiales deben de haberse infestado antes de dicho período, con los antecesores de sus esclerostomos. Como no se encuentra ninguno en los roedores nativos de Australia, es razonable suponer que ha compartido por lo menos un hábito natural común con estos ungulados arcaicos y tal vez un origen común con ungulados aún más primitivos, más bien que con las comadrejas (zarigüeyas).

Las comadrejas y los marsupiales Australianos poseen helmintos pertenecientes a una familia cosmopolita, relativamente primitiva (Anoplo-

cephalidae) pero las especies son diferentes, siendo la Sudamericana la más primitiva. Muchos géneros de vermes de las comadrejas se encuentran en los Xenartros (edentados) y en los monos cébidos, comprobándose con esto la naturaleza relativamente especializada de los tres grupos de huéspedes, lo que está de acuerdo con el concepto de que la comadreja y los desdentados son supervivientes relativamente inalterados de mamíferos muy primitivos, y los monos sudamericanos los supervivientes de primates muy primitivos, (Cameron, 1952).

Según este parasitólogo, los marsupiales Australianos no tienen parásitos esofagostomos, esclerostomos modificados que infestan a los artiodáctilos y que han conseguido penetrar en otros grupos de huéspedes, inclusive primates, probando la extraordinaria adaptabilidad de esos parásitos. Puesto que los Artiodáctilos alcanzaron distribución considerable a comienzo del Eoceno, se puede suponer que los protomarsupiales se hubieran infestado en caso de haber tenido contacto. Esto hace pensar que la época en que los protomarsupiales pudieron llegar a Australia fue hacia el fin del Paleoceno, tal vez antes, existiendo la posibilidad de que los Esclerostomos de los perisodáctilos, elefantes y marsupiales compartan un mismo origen con los extinguidos condilartros del paleoceno, y agrega Cameron (1952) que en realidad pueda que los marsupiales sean placentarios primitivos que se desarrollaron en un sentido diferente de los otros y que evitaron el prolongado desarrollo uterino del feto.

La inexistencia fuera de Australia de especies fósiles afines a las de ese continente concuerda con la hipótesis de que los marsupiales no están emparentados cercamente con las formas americanas lo que da lugar, según Cameron (1952) a interesantes especulaciones.

La degeneración de los dientes de leche, la presencia de una placenta alantoide en el bandicuto (*Perameles:* Perameloidea), la relación no ha mucho demostrada, entre la bolsa del escroto y las hormonas genitales y la distinta posición de la bolsa en diferentes marsupiales Australianos, todo concuerda, siguiendo a Cameron *(op. cit.)* con que aquellos descienden de un antepasado que estaba en vías de convertirse en un placentario y que están lejos de ser animales primitivos, y que el método por el cual son lanzados a la vida es por lo menos tan especializado como el de los placentarios, aunque en una dirección diferente.

De los parásitos de Aves, uno de los más interesantes son aquellos del Suborden Mallophaga (Orden Phthiraptera), que contiene a los piojos de las plumas. Estos ectoparásitos es un grupo de gran éxito en las aves, menos en los mamíferos (no se encuentra en el hombre) y de gran antigüedad. El piojo humano está colocado en el Suborden Anoplura de los Phthiraptera, señalando así el parentezco entre los dos grupos.

En las clasificaciones modernas, el avestruz y el ñandú (Africa y Sud-

américa respectivamente) están colocadas en órdenes separadas: Struthioniformes y Rheiformes. El ornitólogo que es escéptico respecto de la evidencia parasítica, encontrará que es muy difícil explicar la presencia de especies íntimamente relacionadas de piojos de plumas, vermes parásitos y ácaros, en dos aves que él considera que no están emparentadas.

Este es el caso del avestruz *(Struthio camelus)* de Sud-Africa y de los ñandúes *(Rhea americana* y *Pterocnemis pennata)* de Sud-América, tanto unas como las otras poseen un género de Malofago —*Struthiolipeurus*— que no es hallado sobre otras aves; están parasitadas por subespecies íntimamente relacionadas de la misma tenia —*Houttuynia struthiocameli*— que no es hallada en otras aves, y también portan las mismas dos especies de ácaros —*Paralges pachycnemis* y *Pterolichus bicaudatus*—. El casuario Australiano *Casuarius* y el emu-*Dromeus*, portan un Helminto perteneciente a un género cosmopolita *(Raillietina)*, cuyos representantes pululan en todas las regiones geográficas. Es difícil evitar la conclusión, dice Cameron (1952), de que ambos huéspedes no sólo tienen un origen común, sino además completamente distinto del de las aves corredoras de Australia emú y casuar. Además, su origen común, con toda probabilidad se hallaba en algunas zonas de Africa antigua, pudiendo haber sido muy anterior al de las otras aves.

La presencia de estos parásitos que pertenecen a clases ampliamente separadas según Rotschild y Clay (p. 150) "cannot be explained away by the theories of discontinous distribution or of paralled and convergent evolution; nor it is likely that two birds separated by the Atlantic Ocean could become infested with each others parasites".

Se puede decir, como principio general, que las relaciones entre los Malófagos reflejan aquellos que existen entre sus huéspedes. Las aves con una posición sistemática dudosa no pueden ser ubicadas basándose en la evidencia de sus Malófagos, si únicamente se dispone de un género de piojos para sacar conclusiones, pues éste puede ser un relicto. Si por ejemplo estas aves hospedan tres o más géneros comunes a las aves de otro orden, esto puede ser tomada como fuerte evidencia presuntiva que los huéspedes en cuestión pertenecen a ese orden. Tenemos el caso de los flamencos, estos pertenecen a la familia —Phoenicopteridae que en las clasificaciones modernas está generalmente con las cigüeñas y garzas, más raramente con los gansos, patos y cisnes— Anseriformes. Los Flamencos están parasitados por tres géneros de piojos de plumas —*Anatoecus*, *Anaticola* y *Trinoton*— que son hallados solamente en los Anseriformes. Las especies que parasitan a las Ciconiiformes, pertenecen a géneros distintos y difieren de cualquier otro hallado en los flamencos o en Anseriformes. La explicación más probable de la presencia de los tres géneros infestantes sobre los flamencos es que estos géneros, ya esta-

ban establecidos en un antiguo stock anseriforme, antes de que diera, por un lado los flamencos y por el otro a los patos, gansos y cisnes. Esto significaría que los flamencos están mucho más íntimamente relacionados a los patos y gansos que a las cigüeñas y garzas, y por lo tanto deberían ser incluidos con aquellas en los Anseriformes y no en la posición más usual, con los Ciconiiformes (Rotschild y Clay).

Los Cestodes (Tenias) ciertamente son un grupo antiguo y se cree que se adaptaron al parasitismo mucho antes que cualesquiera de los otros Platelmintos, aunque se desconocen sus orígenes. Hace mucho tiempo que Krabbe señaló por primera vez que, cada orden de aves tiene su propia y particular fauna de Cestodes y que, consecuentemente estos vermes pueden arrojar luz sobre las relaciones de las aves. Los Flamencos de Africa y Sud-América hospedan a *Amabilia lamelligera*, una forma muy especializada.

Para Baer (1951) los ácaros parásitos internos, aparentemente llegaron a ser demasiado sensibles a la luz y a una atmósfera seca y han penetrado a cavidades naturales, tanto de insectos como de vertebrados, y la necesidad de oxígeno excluye su adaptación al parasitismo intestinal.

En insectos, los ácaros se fijan a las paredes interiores de los tubos traqueales, a los cuales perforan para chupar la hemolinfa, como por ejemplo en *Acarapsis*, un parásito peligroso de las abejas.

En las serpientes africanas y Sudamericanas se encuentran los géneros *Entonyssus* y *Ophiopneumicola*, en las paredes de los pulmones.

Los ácaros parasíticos han llegado a adaptarse a este particular modo de vida en tiempos diferentes y en grupos diferentes. La especialización, de acuerdo a Baer, ha seguido dos direcciones, una a lo largo de líneas morfológicas y la otra a lo largo de líneas fisiológicas. En ambos casos, el resultado ha sido el de aislar al parásito sobre sus huéspedes. La especialización morfológica explica la especificidad hacia el huésped, y la mucho mayor especialización de los parásitos. En cada caso, cuando los parásitos están aislados sobre sus huéspedes, por uno de los dos mecanismos mencionados o por ambos al mismo tiempo, todo el ciclo vital se lleva a cabo en el huésped.

Los Pentastómidos comprenden a un grupo relativamente aislado colocado en los Invertebrados.

La presencia de una cavidad del cuerpo no segmentada, pero de músculos dispuestos metaméricamente y de un tegumento quitinoso con numerosas glándulas, ha hecho difícil que a los Pentastómidos se les asigne una posición segura, entre los que eventualmente podrían ser considerados como grupos emparentados.

Los sexos son separados y el dimorficmo sexual en la mayoría de los casos no es marcado, a excepción del género *Armillifer*, donde la dife-

rencia de tamaño y de forma de la hembra contrasta con los machos más pequeños.

Biológicamente los pentastómidos son excepcionales entre los parásitos ya que sus adultos se encuentran solamente en los pulmones y pasajes de aire en los vertebrados, y además, en que los huéspedes más frecuentes son reptiles (también aves y mamíferos).

Una única especie *Reighardia sternae,* ha sido hallada en sacos aéreos de aves, y cuatro especies muy íntimamente emparentadas del género *Linguatula,* en los pasajes nasales de carnívoros. Es sumamente curioso que los estadios larvales de casi todos los géneros conocidos ocurren en muchos vertebrados como peces, aves y mamíferos.

Muchos pentatósmidos parásitos con sus huéspedes se encuentran ampliamente separados y en diversos continentes, así: *Sebekia* en cocodrilos africanos, asiáticos y también en los aligatores sudamericanos. *Leiperia* y *Alofia,* solamente en cocodrilos africanos y sudamericanos. *Sambonia* en varánidos de Africa, Asia y Australia; *Porocephalus* en serpientes africanas y sudamericanas; *Kiricephalus* en colúbridos americanos e Indo-Malgache; *Linguatula* en varios felinos africanos y sudamericanos (Baer 1951).

Para Baer *(op. cit.)* está claro que los pentastómidos han estado asociados con los reptiles por largo tiempo y que deben de haber existido desde el Mesozoico, cuando los reptiles estaban más ampliamente distribuidos que en la actualidad. Se supone generalmente, que las serpientes surgieron de antecesores parecidos a varánidos, en tiempos del Cretácico inferior, en tanto que los lagartos y cocodrilos existieron en el Triásico y consecuentemente son los huéspedes más viejos (Romer, Vertebrate Paleontology, 1945).

Como se ha mencionado las serpientes son más recientes que los otros reptiles y por consiguiente deben haber sido parasitadas posteriormente; Baer escribe que, el hecho de que en la actualidad ellas hospedan la más grande proporción de géneros como de especies, indicaría que estaban mejor equipadas para alimentarse de los primeros mamíferos que aparecieron en el Mesozoico superior que los "reptiles dominantes", desde los cuales ellos se originaron, pero que pronto desaparecieron luego del advenimiento de los mamíferos. Esto explicaría por qué los pentastómidos de las serpientes actuales son hallados como estadios larvales en mamíferos, mientras que las otras formas reptilianas ocurren en peces y en menor grado en reptiles pequeños y en mamíferos.

La adaptación de los pentastómidos a los mamíferos, y especialmente a los felinos, necesariamente ocurrió en una fecha mucho más posterior pero parece haber quedado como un éxito aislado, tanto, que no ha sido repetido en otros mamíferos carnívoros.

Dougherty (1951) ha revisado el filum Nematode, que comprende las clases Phasmidea y Aphasmidea, esta última con tres órdenes —Spirurida, Rhabditida y Tylenchida—. Los Rhabditida contienen tres subórdenes —Rhabditina, Strongylina y Ascaridina—. Dougherty en su trabajo, hace un examen crítico de los Strongylina, que son parásitos, dicho parasitólogo reconoce en el suborden citado tres subfamilias —Cloacininae, Oesophagostominae y Strongylinae—. Según Dougherty, los miembros de las subfamilias Cloacininae son unos de los más primitivos de los Estrongilinios, y están mejor representados y parecen haber sufrido mayor radiación en los Marsupiales diprotodontes (herbívoros australianos). Australia ha estado aislada desde el Cretácico y parece como conclusión inevitable que los antecesores de los cloacininos estaban presentes en aquel tiempo. Expresa Dougherty que la presencia de géneros cloacininos, como *Kiluluma* Skriabin y otros en placentarios (Perissodactyla, Proboscidia) sugiere que estos primitivos Strongilidos estaban presentes en los antecesores de los marsupiales y mamíferos placentarios que aparentemente fueron los Pantoterios del Jurásico. La familia de los Strongilidos puede haberse originado en este grupo o posiblemente en los reptiles mamiferoides ancestrales (Therapsida).

Las otras dos subfamilias de los —Oesophagostominae y Strongylinae— probablemente se desarrollaron, luego de la separación de los marsupiales y placentarios, ya que en los marsupiales australianos no se hallan miembros de ninguna de las subfamilias. Es imposible estar seguro del grupo mamálico al cual ellas son normales. Posiblemente se desarrollaron con los Perisodáctilos y han llegado a ser adquiridos secundariamente por otros órdenes de mamíferos, especialmente los Proboscídeos, aunque se pueden haber originado en los antecesores comunes de ambos grupos (Dougherty, *op. cit.*).

Simpson en 1939 escribió que "los Marsupiales han sido considerados como la fuente de la cual todos los mamíferos superiores han derivado, y aunque esta teoría no parece más sostenible, por lo menos en cualquier sentido literal, queda el hecho que los marsupiales son como un todo no progresivos o arcaicos y que algunos de ellos son excesivamente primitivos y retienen varios caracteres (p. 373) «of the remote mammalian ancestry lost in most placental mammals». Al referirse al lugar de origen de los marsupiales, expresa que es completamente desconocido, podría haber sido en Australia, Sudamérica o en Holártica. Que en cualquier caso, la conexión podría haber sido a través de la Holártica, más bien que por cualquier puente austral y que existe una evidencia grande pero no muy conclusiva que favorece este punto de vista. Dicha evidencia está apoyada por la presencia de abundantes marsupiales primitivos en Norteamérica en el Cretácico superior, lo cual ciertamente es muy su-

gestivo, pero es equívoco en que la fauna mamálica del Cretácico no está adecuadamente conocida en ninguna otra área y que ninguna de éstas anuncia a los grupos sudamericanos. Agregando (p. 394) «In any case the present evidence, inperfect as it is, neither demands nor suggests any more direct connection between South America and Australia".

Para Ride (1959) el origen de los Marsupiales como grupo, no está todavía claro, pero del conocimiento de los grupos mamálicos del Jurásico, es probable que sólo los Pantoterios tienen relación con aquellos. Según la investigación moderna, agrega, sugiere que la Clase Mammalia es polifilética, y por estudios detallados de la osificación del ala temporalis en los últimos reptiles mamiferoides, monotremas, marsupiales y placentarios parece ser que la línea de los monotremas, haya sido independiente y anterior al desarrollo de los mamíferos. Los monotremas y sus antecesores mamálicos no son antecesores de los marsupiales. Que no es inverosímil un antecesor estructural común a los "Insectívoros y Marsupiales y tal antecesor lo más probable es que haya ocurrido poco después de la evolución del sistema auditivo y mamálico.

De acuerdo a Ride *(op. cit.)* los Didelfoideos son las únicas formas Cretácicas conocidas hasta el presente, y todas éstas ocurrieron en Norteamérica; los marsupiales sudamericanos más viejos son los del Paleoceno superior; —Río Chico (Argentina) e Itaborí (Brasil). (Ya se conocen de sudamérica marsupiales Didélfidos del Cretácico superior de Laguna Umayo, Perú, Sigé 1968).

Para Ride todavía no hay evidencia, para decidirnos sobre si los marsupiales se originaron en Norteamérica y se expandieron hacia el sur o si Sudamérica fue la cuna del grupo. Sin embargo, parece posible que los marsupiales Norteamericanos se expandieron al continente Eurásico, casi seguramente por medio de una conexión terrestre en la región de Bering, allí persistieron hasta el Mioceno, cuando parece que se extinguieron. Según el paleontólogo citado, parece que aproximadamente al mismo tiempo ellos se extinguieron en Norteamérica, que es posible que el actual empobrecimiento de la fauna marsupial norteamericana, que sólo tiene un género —*Didelphis*— es el resultado de una reinvasión sudamericana luego de la conexión panameña hacia el fin del Plioceno.

Los Marsupiales todavía no han sido hallados en Asia, y si los Marsupiales llegaron a Australia por la ruta sugerida por Simpson (esto es que emigraron por una serie fortuita de "island hops", desde el Sudeste de Asia) deberían ocurrir allí, sin embargo cierta evidencia de que ellos posiblemente sean hallados en esa región a su debido tiempo está dada, señala Ride, por la distribución de los Notoungulados del Suborden Notioprogonia. Con dos excepciones los miembros de este suborden son sudamericanos; las excepciones son *Arctostylops* que se ha hallado en el

Eoceno superior de Norte América y *Palaeostylops*, que se conoce del Paleoceno superior de Asia (Gashato, en Mongolia). Concluye Ride (p. 292) con "For one South American group at least, the way was open from south América into Asia".

La ruta de emigración de mamíferos a Australia vía sudeste de Asia es vieja, vemos así que Ameghino (1903; 60) menciona que Lydekker en *Geographical History of Mammals* 1896, asegura que es del norte que Australia ha recibido su fauna de mamíferos. Supone (Lydekker) que los marsupiales poliprotodontes mesozoicos han sobrevivido hasta los primeros tiempos terciarios en el sudeste de Asia, donde se habrían diferenciado en Dasyúridos y Didélfidos; los primeros habrían pasado de Asia a Australia y los segundos a Europa y América del Norte y desde aquí a Sud América; del origen de los marsupiales diprotodontes no se dice una palabra "Ce sont trop de suppositions sans ancune base positive puisqu'on na pas encore trouvé des marsupiaux fossiles sur le continent asiatique, et les Didelphydés fossiles d'Europe et de l'Amérique du Nord ont apparu à la fin de l'eocène et disparu au commencement du miocène". Los didélfidos actuales del hemisferio norte son emigrantes del sur que en compañía de muchos otros mamíferos de la fauna pampeana invadieron la América del Norte durante la época pliocena. Ameghino siempre consideró a los Didélfidos como de origen sudamericano.

¿Son los Mamíferos polifiléticos? Según Romer (1965) el cuadro general de los orígenes mamálicos está claro, los Mamíferos son descendientes de miembros de la subclase reptiliana Synápsida, la cual divergió del tronco reptiliano general en el Carbonífero, con una primera radiación, —los Pelicosaurios, en el Carbonífero superior y Pérmico inferior. Luego una segunda radiación de reptiles mamiferoides— Terápsidos en el Pérmico superior y Triásico. Luego declinan los Terápsidos en el transcurso de la última parte del Triásico, extinguiéndose en el Jurásico, no sin antes dar surgimiento a los primeros mamíferos en el límite Triásico-Jurásico.

Señala Romer *(op. cit.)* que la gran mayoría por lo menos, de mamíferos han surgido de los Terápsidos en modo monofilético. Excepto los Monotremas, todos los mamíferos vivientes forman la clase Theria. Se conocen del Triásico superior y del Jurásico, cinco o seis grupos de supuestos mamíferos, representados principalmente por dientes y restos de mandíbulas; estos incluyen a los Pantotheria, Symmetrodonta, Triconodonta, etc. De estos se supone que los Pantotheria representan la línea "Principal" que desde los Terápsidos va hasta los mamíferos. Los otros parecen —como los Pantoterios— haber alcanzado el nivel técnico mamálico, al haber adquirido una articulación mandibular dentario-escamoso (es costumbre fijar un límite arbitrario en el punto donde la articulación

mandibular cambia de la condición cuadrado-articular a la escamoso-dentario). Pero, en varios casos, la evidencia sugiere que, a pesar del desarrollo de esta nueva articulación, algunos de los viejos elementos mandibulares reptilianos, en adición al dentario, pueden haber persistido, y es posible que una doble articulación pueda haber persistido también. En la mayor parte de las denticiones de estos grupos pobremente conocidos no se dan indicaciones de que estén del todo íntimamente relacionadas unas a otras, y es muy posible que un número de terápsidos evolucionados pueden haber adquirido independientemente el nuevo tipo mamálico de articulación mandibular.

Escribe Romer *(op. cit.)* que en el estado actual de nuestros conocimientos, es tal vez lo mejor y más simple como lo expresara Simpson, esto es, mantener la actual definición de Mammalia, basada en la adquisición de la nueva articulación; retener dentro de la clase las formas del Mesozoico que han pasado este límite algo artificial (y en los Monotremas también), y excluir a los Terápsidos desde los cuales ellos surgieron. Que al hacerlo así debemos entonces admitir que los Mamíferos así constituidos son técnicamente polifiléticos; pero que esto no es polifiletismo en el sentido acostumbrado del término, pues todos los antecesores supuestos, serían miembros del único orden Therapsida y, en lo que va de la evidencia actual, muy bien podrían haber estado íntimamente relacionados unos a otros.

Patterson (1956) realizó un estudio de dientes de mamíferos del Cretácico superior norteamericano; al referirse a las relaciones de los Pantoterios con los mamíferos posteriores, expresa que hay dos cuestiones principales (el orden Pantotheria hace su primera aparición hacia el fin del Meso-Jurásico, en la pizarra de Stonefield, Inglaterra, de edad Batoniana). Si el orden fue ancestral a los Metatheria, ¿desde cuál de sus divisiones esta forma o los grupos inmediatamente ancestrales a ellas surgieron? La tesis que los Pantotherios fueron ancestrales a los marsupiales y placentarios, ha sido bastante aceptada generalmente desde que Simpson la repusiera y aportara nueva evidencia en apoyo. Patterson (escribió, p. 88): "Primitive marsupial and primitive placental molars are far too similar to be due to anything but community of origin". Este investigador ha llegado a las siguientes conclusiones: la evidencia disponible parece indicar que, con la excepción de los Symmetrodonta y Pantotheria, ninguno de los órdenes Jurásicos, está suficientemente cerca, estructuralmente, a cualesquiera de los otros órdenes de mamíferos de ese período, para garantizar una hipótesis de íntimo parentezco. Triconodontes, docodontes y symmetrodontes, parecen haber surgido independientemente de reptiles terápsidos y lo mismo debe ser verdad de los multituberculados. De este modo la clase Mammalia es considerada de

origen polifilético, aunque en un sentido muy estrecho, habiendo surgido cada una de las divisiones iniciales dentro del mismo orden reptiliano. La dentición triboesfénica surgió de los pantoterianos probablemente durante el Cretácico inferior (Neocomiano), apareciendo aquellos hacia el fin del Jurásico inicial o a comienzos del Jurásico medio. Las formas triboesfénicas más tempranas no fueron ni marsupiales ni placentarios, sino miembros de un grupo ancestral a ambos. (Patterson. *op. cit.*).

Hasta ahora, el pantoterio más vicjo conocido, probablemente de edad Rético inferior es *Kuehneotherium praecursoris* Kermack. Kermack y Musset 1968, con el cual los descriptores fundaron la familia Kuehneotheriidae, grupo basal de los Pantotheria. El fósil mencionado fue hallado en fisuras en Alun Valley, sur de Bridgend. Glamorgandshire, sur de Gales.

De acuerdo a Gill (1965) la edad de los primeros marsupiales fósiles descubiertos en Australia, aporta un mínimo de edad para la inmigración, pero mayor ayuda se puede obtener de la naturaleza de la misma fauna. Los fósiles de Australia pertenecen a las familias Dasyuridae. Phascolartidae, Macropodidae y Diprotodontidae, mientras que el fósil de Tasmania (pertenece a los Phalangeridae o según Ride. [1964] a los Wynyardidae —*Wynyardia*— coleccionado en Fossil Bluff acerca de Wynyard, norte de Tasmania, Oligoceno). Si el fechamiento es correcto. escribe Gill, por lo menos cinco familias de marsupiales pertenecientes a más de un suborden existían en el Oligoceno (p. 9). "This high degree of divergence of the earliest reported marsupials in Australia. all belonging tc families found only in the Australian area. means that the ancestral marsupials from which they sprang must have arrived in the country a long time before". Los primeros marsupiales australianos conocidos (excepto los Dasyuridae) son muy diferentes de cualesquiera de los marsupiales fósiles conocidos de otra parte del mundo. Aún concediendo tiempo para la rápida radiación que aparentemente ocurrió luego que llegaron los primeros marsupiales a Australia no hay suficiente tiempo para dar razón a las divergencias que ocurrieron. a menos que el tiempo de inmigración sea colocado en el Cretácico superior.

También se puede argüir, razonablemente. que como los marsupiales tuvieron que penetrar por una conexión terrestre que fue destruida antes que los placentarios pudieran atravesarla. el tiempo de entrada debe haber sido pre-Terciario. Finaliza Gill, diciendo que una migración en el Cretácico superior le parece mejor, como hipótesis de trabajo. Para este investigador los Marsupiales habrían llegado desde el sur de Asia.

Clemens (1966) al investigar los marsupiales fósiles de la Formación Lance en Wyoming (U.S.A.), expresó que los registros más viejos de Marsupiales son del Cretácico norteamericano, aunque pocas localidades

fósiles, en relación al área abarcada, han sido estudiadas en detalle. No se han hallado restos de marsupiales en estratos del Cretácico o Cenozoico en Asia continental. Debido a que registros más viejos del grupo y antecesores tenidos por tales, no siéndolos, han sido hallados en la Holártica y específicamente Norte América, es tenida como el área de origen de los Marsupiales. Según Clemens, la cronología de la evolución de los Metaterios y Euterios, es uno de los muchos problemas que se relacionan con el origen de estos grupos que quedan por ser resueltos. Las diferencias en los órganos urogenitales femeninos de los miembros de estos grupos han interesado por largo tiempo a los sistemáticos. La evidencia directamente aplicable viene de los estudios anatómicos y embriológicos de Terios recientes, pero esto debe ser interpretado a la luz de la información del registro fósil. De acuerdo a Clemens, Kermack (1962: en Evolution des Vertebrés. *Colloq. Int. du Centr. Nat. Rech. Scient.*, nº 104) ha acentuado la necesidad de aplicar el concepto de evolución mosaico en los estudios de evolución mamálica; en sus investigaciones sobre los vertebrados jurásicos describe animales clasificados como mamíferos en virtud de su suspensión mandibular y con denticiones complejas, altamente diferenciadas, pero con cráneos conservando mucho de los caracteres de terápsidos. Así, siguiendo a Clemens, el grado de evolución dental llevada a cabo por la mayoría de los antecesores comunes reciente de Euterios y Metaterios, no puede ser usado como un índice del grado de evolución del sistema urogenital femenino.

Kermack (1963) ha escrito que hacia el Jurásico medio los Pantoterios y los Triconodontes habían perdido la articulación mandibular reptiliana; la historia conocida de los Pantoterios, incluyendo los Symmetrodontes, se extiende a formas en el Rético que retienen la articulación cuadrado-articular. Así, a menos que los Triconodontes surgieran de los Pantoterios en el Jurásico inferior, los dos stocks deben haber perdido independientemente la articulación mandibular reptiliana. Si esta sugestión es cierta, concuerda con la tendencia general hacia el paralelismo a través de la evolución sinápsida. Ahora se sabe, que la articulación escamoso-dentaria fue adquirida independientemente en un número de líneas independientes y, no hay razón por la cual el cuadrado y el articular no podrían similarmente perder su función como parte de la articulación mandibular independientemente en más de una línea.

Kermarck (1963) ha expresado que cuando el cuadrado y el articular cesaron de ser parte del mecanismo mandibular, estuvieron libres para pasar al oído medio y este investigador considera que por lo menos una línea debe haber desarrollado el oído medio mamálico hacia el Jurásico medio. Los Triconodontes y Pantoterios se desvanecieron en el Cretácico superior, quedando los Multituberculados y Euterianos (los Multitu-

berculados tienen el biocrón más extenso de cualesquiera de los principales grupos de mamíferos, se extienden desde el Kimeridgiano —Jurásico superior— hasta el Eoceno inferior). De este modo, el cuadro de la evolución mamálica en el Mesozoico, es el de una evolución lenta y firme, en un número de líneas paralelas. Para Kermack *(op. cit.)* los mamíferos no se desarrollaron súbitamente de los reptiles terápsidos, como algunos autores lo han supuesto (p. 101) "In the Jurassic, mammals were nearer to the therapsids than to the recent mammals in their level of evolution. This is not susprising, it is surprising that an exclusive reliance upon dental characters led to the opposite view being held for so long".

Para Clemens *(op. cit.)* las líneas de los pediomyidos, estagodóntidos y glasbinos, no dieron lugar a ninguno de los Marsupiales Cenozoicos, sino que se extinguieron al cierre del Cretácico.

Alphadon Simpson 1927, y posiblemente otros didelfinos cretácicos con denticiones similares son miembros de las únicas líneas que dieron lugar a los descendientes Cenozoicos. Probablemente estos didelfinos cretácicos son antecesores de todos los didelfoideos cenozoicos, también como de los borhyénidos, dasiuroideos y posiblemente de los caenolestoideos. Así, hacia comienzos del Terciario, los Euterios habían reemplazado a los Marsupiales como el grupo más diverso y abundante de los Theria en la fauna norteamericana. Y durante el Cenozoico, solamente en el continente sudamericano y en el australiano, los marsupiales retuvieron o incrementaron su relativa abundancia y diversidad.

Slaughter (1968) ha descripto de Decatur, Texas (U.S.A.) restos del marsupial más viejo conocido, este fósil es de edad Albiana (tope del Cretácico inferior). Posee características definidas de la familia Didelphidae; la misma localidad también ha dado restos referibles a Eutheria, demostrando una divergencia algo más temprana de estos dos grupos que lo que antes se creía. Slaughter lo denominó a este marsupial *Clemensia texana. Cimolestes* Marsh 1899, del Orden Deltatheridia Van Valen 1966, es el Euterio más viejo conocido, hallado en el mismo conjunto que el marsupial mencionado.

Wemys (1953) usó técnicas inmunológicas aplicadas a problemas de sistemática y evolución de marsupiales, para ello usó los sueros de los siguientes Marsupiales:

Didelphis virginiana	Dicelphoidea norteamericana	Comadreja o Zarigüeya
Macropus giganteus	Phalangeroidea	Canguro gris
Macropus rufus	„	„ gigante rojo
Phascolomys ursinus	„	Vombato
Sarcophilus harrisi	Dasyuroidea	Diablo tasmaniano
Perameles nasuta	Parameloidea	Bandicuto

El investigador mencionado llega a las siguientes conclusiones:

1ª) Fueron comparados varios marsupiales representativos, usando el método del fotrorreflectómetro, llevando a cabo sus estudios de proteínas (de mamíferos) aplicando esta técnica a los sueros disponibles de mamíferos.

2ª) Los resultados indican que los parentezcos serológicos entre las varias familias de marsupiales, pueden no corresponder a los parentezcos postulados por la dentición y forma del pie.

3ª) La única familia representada por más de una especie en estos tests, exhibe las esperadas similitudes intrafamiliares en las proteínas del suero.

4ª) La correspondencia extrafamiliar en algunos casos es ligera y en otros no existe. Esto confirma la opinión que el orden contiene más grupos diversos de animales que los órdenes de placentarios.

Wemys ha expresado que hay dos criterios para la formación de supergrupos de las subdivisiones de marsupiales, dentición y patrón digital: el primero distingue la Diprotodoncia (dos dientes incisivos) y la Poliprotodoncia (muchos dientes incisivos). Así:

POLIPROTODONTIA
Didelphoidea
Borhyaenoidea
Dasyuroidea
Perameloidea

DIPROTONTIA
Caenolestoidea
Phalangeroidea

El segundo distingue: Didactyla (Didactilia) —segundo y tercer dígito separados— y en Syndactyla (Sindactilia) —segundo y tercer dígito fusionados—. Así:

DIDACTYLA
Didelphoidea
Borhyaenoidea
Dasyuroidea
Caenolestoidea

SYNDACTYLA
Perameloidea
Phalangeroidea

Existen dos grupos anómalos, los bandicutos (Perameloidea) que son poliprotodontes y sindáctilos, y las "ratas" marsupiales (Caenolestoidea) que son diprotondontes y didáctilos. Siguiendo a Wemys, los marsupiales

presentan problemas en sistemática que son difíciles. Hace tiempo que se ha reconocido que el grupo comprende más tipos diversos que cualquier orden placental y que un continuo espectro entre estos extremos adaptativos es una regla más bien que una serie de bruscas discontinuidades. Tal situación, según Wemys, siempre aumenta las dificultades del taxonomista que usa un acercamiento morfológico. Esta complicación está dada por el hecho de que los marsupiales están eclipsados en las mentes de los zoólogos por los Euterios y que, los primeros son juzgados por los "standards" (patrones) de los últimos. Puesto que sus técnicas minimizan el elemento subjetivo y son, cuantitativos, en el verdadero sentido de la palabra, la serología comparada está admirablemente adaptada como una herramienta para el estudio de este grupo controversial. Es de particular importancia que dicho estudio sea continuado más allá del nivel preliminar presentado por los datos obtenidos, pues estos datos indican que la interpretación morfológica de las relaciones interfamiliares entre los marsupiales puede ser falsa.

Hayman y colaboradores (1971) han investigado los cromosomas y la serología de los Caenolestoidea, estudiando tres de las siete especies vivientes, representando dos de los tres géneros. Dicen Hayman *et al.*, que desde la descripción por O. Thomas en 1895 de *Caenolestes obscurus*, las afinidades de la superfamilia Caenolestoidea de marsupiales sudamericanos ha estado en duda, en gran parte por los incisivos diprodontes, rasgos de su dentición que comparten con los falangéridos australianos. De aquí, que algunos autores hayan propuesto un parentezco entre los dos grupos, mientras que otros han rechazado tales similitudes, dándolas como convergentes y agrupando a los caenolestoideos con las formas poliprotodontas que comprenden a las americanas y australianas, y aún otros, tratan a los caenolestoideos como representantes de otro grupo principal de marsupiales.

Los análisis cromosómicos y serológicos podrían esperarse como reveladores ya que se han hecho extensos estudios de los cromosomas y proteínas de suero de cuatro de las superfamilias de marsupiales.

De acuerdo a Hayman y colaboradores, en la superfamilia australásica, Dasyuroidea, todas las especies tienen siete pares de cromosomas, los autosomas incluyen tres pares de grandes cromosomas metacéntricos o submetacéntricos, un par de cromosomas de tamaño mediano casi metacéntrico y dos pares de cromosomas pequeños, uno de los cuales tiene un corto brazo satelizado. Los números de cromosomas y morfología, varían considerablemente dentro de las otras tres superfamilias —Didelphoidea, americana; Phalangeroidea y Perameloidea, australásica— pero todas ellas incluyen especies que tienen autosomas similares a aquellos de los Dasyuroidea. Este complemento, también es característico de los Caeno-

léstidos y los investigadores citados, sugieren que esto confirma la hipótesis que $2_n = 14$, y que esta forma de complemento es ancestral para los marsupiales. Es incierto cuando divergieron las superfamilias, algunas estimaciones van desde el Terciario hasta el Jurásico y agregan Hayman *et al.*, (p. 195) "whichever is correct, it is clear that in some species of (the) superfamilies, and in all known species of the two other superfamilies, the kariotype has remained remarkably stable".

Aunque los estudios de cromosomas enseñan que los caenoléstidos comparten un cariotipo primitivo con miembros de las otras superfamilias de marsupiales, no indican las relaciones filéticas entre aquellas superfamilias.

Estudios serológicos anteriores han enseñado que los marsupiales australianos se agrupan más íntimamente unos a otros que a los pocos didélfidos disponibles para el estudio en ese tiempo (Kirsch. J. A. W.: *Nature*, 217: 414, 1968). Este resultado ha sido confirmado por "tests" de más material de didélfidos y caenoléstidos coleccionados en Sud América. De acuerdo a los "tests" realizados, "la serología no parece apoyar una separación de los marsupiales vivientes en stocks australásico y americano, sino que sugiere que los caenoléstidos divergieron de la línea principal de la evolución marsupial antes de la separación de los didelfoideos y marsupiales australásicos". Hayman *et al.*

Para Crompton y Hiiemae (1970) los dientes de la comadreja americana —*Didelphis marsupialis*— son esencialmente los mismos que aquellos hallados en el marsupial generalizado *Alphadon* del Cretácico superior y el marsupial *Holoclemensia (= Clemensia)* del Cretácico inferior norteamericano. Los molares triboesfénicos, como ya se dijo, se desarrollaron durante el Cretácico inicial, y de este tipo de molares parecen derivar los de todos los mamíferos terios posteriores; algunos con poca o ninguna modificación del patrón básico mencionado. Los investigadores mencionados han expresado que durante estos últimos 15 años hubo un notable incremento en el material disponible de mamíferos terios primarios, notoriamente las nuevas colecciones del Rético de Gales con: *Kuehnotherium*, *Eozostrodon Watsoni (= Morganucodon)*; del Wealdense de Inglaterra, *Aegialodon*; del Albiano de Texas, *Pappotherium* y *Holoclemensia* y del Cretácico superior de Norte América —Metaterios como *Alphadon*, *Didelphodon*, *Glasbius* y *Pediomys*— Euterios como: *Gypsonictops*, *Cimolestes*, *Protoungulatum* y *Procerberus*.

Lillegraven (1969) ha realizado una interesante revisión de los marsupiales; se debe destacar la revisión de los sistemas de reproducción y algunas características anatómicas de los placentarios y marsupiales. Siguiendo a Lillegraven *(op. cit.)* digamos que uno de los caracteres más

interesantes de los Marsupiales son los huesos epipúbicos (marsupiales o prepúbicos), que también los poseen los Monotremas (los dos sexos) y que están presentes en todos los Marsupiales excepto los extinguidos Borhyénidos sudamericanos (carnívoros) y en los ahora raros Tilacinos australianos (carnívoros). Faltan en los Placentarios, pero se ha sugerido la posibilidad que el baculum (os penis) del macho o el os clitoridis de la hembra sean homólogos a esos huesos (Jellison, 1945: J. Mammal. 26: 146). La evolución de la pelvis mamálica desde los Terápsidos involucró reducción arquitectural en el tamaño de la parte anterior de la placa puboisquiática. Vaughn (1956: *J. Elisa Mitchell Sc. Soc.* 72: 243) arguyó que los huesos epipúbicos representan un resto o reemplazamiento funcional de una parte anterior de la placa pubosquiática reptiliana. Los huesos epipúbicos, representarían así, un rasgo primitivo para los Mamíferos, y no especializaciones para ramas laterales evolutivas peculiares. La bolsa marsupial (marsupium) está presente en la mayoría de las hembras marsupiales, aunque no en todas, por ejemplo, el género americano *Marmosa* no lo posee.

Según Lillegraven, sería incorrecto presumir que los marsupiales vivientes, descienden de los Terios ancestrales del Cretácico inferior sin especialización, sin embargo, del análisis de las estructuras y funciones que se han supuesto que son especializaciones únicas en los marsupiales, se piensa que tal vez, después de todo, los caracteres existentes no son tan únicos. Este paleontólogo no halló ningún rasgo morfológico fundamental o mecanismo fisiológico en el sistema urogenital de los marsupiales didélfidos vivientes (con la excepción del canal pseudovaginal) que no podría ser defendido como que es un carácter primitivo, más bien que divergente. Disiente completamente con las manifestaciones en el sentido que el sistema urogenital de los marsupiales está tan profundamente modificado que su diseño fundamental no podría ser primitivo para aquel de los Theria, agregando (p. 108): "It is my opinion that if it possible to study living specimens of the ancestral therian stock, most observers would not hesitate to assign them to the infraclass Metatheria, order Marsupialia". Concluyendo con, que no iría tan lejos como para proponer una nomenclatura formal involucrando "Marsupialia" para los terianos del Cretácico inferior, que el concepto de "terio de grado euterio-metaterio" de Patterson, Slaughter es útil, instructivo y deseable. Descarta a los Pappotéridos s.str., como antecesores de los marsupiales y placentarios, y es del parecer que los marsupiales y placentarios han sido distintos por un largo período de tiempo, tal vez desde el Cretácico más inferior; se basa en que los Pappotéridos vivieron muy tarde en la historia de la tierra para ser ancestrales a los placentarios.

Slaughter (1965) describió dientes de mamíferos Theria hallados en el Condado de Wise, Texas, ubicándolos en la nueva familia Pappotheriidae (del griego, Pappos: abuelo, antecesor y Theria: bestia): *Pappotherium pattersoni.* Según Slaughter *Pappotherium* y las formas de Patterson (1956) de Greenwood Canyon, localidad cercana de Forestsburg, Montague Country, Texas (U.S.A.) del Cretácico inferior (Albiano), son los mamíferos más tempranos conocidos de grado metaterio-euterio y se encuentran aparentemente cerca del punto de divergencia de los placentarios y marsupiales a partir de un antecesor común. Slaughter ubica a *Pappotherium* en la Subclase Theria, infraclase y orden *incertae sedis.*

En relación al ya mencionado hueso marsupial es de sumo interés mencionar el hallazgo de la paleontóloga polaca Zofia Kielen-Jaworowska (1969) de un cráneo casi completo de un multituberculado asociado a un esqueleto parcial postcraneano. Dicha investigadora coleccionó material fosilífero en la localidad de Bayn Dzak (Shabarahk Usu) en el Desierto de Gobi, de presumible edad Coniaciana-Santoniana (Cretácico superior-Senoniano).

El cráneo y la pelvis corresponden a *Kryptobaator dashzevegi* Kilan-Jaworowska, del cual se informa por primera vez el hueso marsupial; este hueso no fue hallado anteriormente en material fósil de Multituberculados —cuya osteología está pobremente conocida, ya que la mayoría de sus restos fósiles son dientes.

De acuerdo a Kielan-Jaworowska, la estructura de esta cintura pélvica confirma una opinión de Granger y Simpson emitida en 1929, de que la pelvis de los Multituberculados es muy diferente de aquella de los placentarios y marsupiales. Además la pelvis de *Kryptobaator* no es comparable a la de los Monotremas, el hueso marsupial en Monotrema es relativamente grande y robusto y en los Marsupiales el tamaño varía grandemente.

En opinión de la descubridora y descriptora del fósil, la presencia de huesos marsupiales en los Multituberculados no implica parentezco íntimo ni con los monotremas ni con los marsupiales. No obstante la presencia de huesos epipúbicos, la estructura de la pelvis de estos tres grupos difiere en otros aspectos. El fósil que la paleontóloga polaca describió, apoya la concepción de que los Multituberculados son una rama lateral de los mamíferos, no relacionada en forma íntima a los monotremas, marsupiales y placentarios. Se aceptaba comúnmente que el elemento homólogo al hueso marsupial faltaba en los terápsidos; Gregory y Camp (1918, *Bull. Am. Mus. N. H.*, 38: 442) hicieron dibujos hipotéticos del epipubis de *Cynognathus* y Romer (Osteology of Reptiles, 1956) supuso que existían extensos cartílagos prepúbicos en los Terápsicos. Pero falta-

ba la evidencia para apoyar estas opiniones, hasta que Fourie en 1962, descubrió un esqueleto de un nuevo Tritilodóntido —*Tritylodontoideus maximus*— (*Nature*, 198: 201, 1963), de la Cave Sandstone en Sud Africa, en el cual el hueso marsupial estaba preservado. Según Kielan-Jaworowska este descubrimiento ha sido completamente pasado por alto, y que la presencia de huesos marsupiales en un Tritilodóntido indica que esta estructura podría ser un rasgo característico de los terápsidos; en algunos representantes de este grupo, esta estructura puede haber sido cartilaginosa y por lo tanto raramente hallado. Similarmente la presencia de huesos epipúbicos en multituberculados, monotremas y marsupiales indica que este elemento podría, presumiblemente, ser característico de todos los mamíferos iniciales, desapareciendo más tarde en el curso de la evolución mamálica.

Para Cox (1970) uno de los hiatos más grandes del conocimiento paleontológico, es la casi completa ignorancia de las faunas de reptiles y mamíferos de Africa dèl Mesozoico superior y del comiènzo del Terciario. Se han hallado unos pocos dinosaurios en el Cretácico superior del Sud Africa, y estos depósitos no han sido examinados con el cuidado necesario para hacernos conocer los restos de los primeros mamíferos y, por consiguiente no se puede presumir de que ellos no estuvieron en Africa. Los mamíferos primarios conocidos de Sud Africa son: *Erythrotherium* y *Megazostrodon* del triásico superior y de Tanzania un único mamífero del Jurásico superior, el Pantoterior *Brancatherulum* Dietrich 1927 —una mandíbula inferior sin dientes— que parece acercarse a *Peramus* Owen, 1871, del Purbeckiense de Inglaterra (en Tr. de Paleont., ed. Piveteau: t. VI, vol. 1: 579, París, 1961).

De acuerdo a Cox *(op. cit.)* la presencia de dinosaurios cretácicos en Africa, sugiere que todavía existían, de tiempo en tiempo, conexiones terrestres entre ese continente y Laurasia, donde hubo una variada fauna de dinosaurios (aunque también es posible que estos dinosaurios cretácicos fueran meramente, los descendientes de los dinosaurios que se sabe existieron en Africa en el Jurásico). Tampoco existe la evidencia, para eliminar la posibilidad que los marsupiales fueran capaces de penetrar en Africa en algún momento durante el Cretácico, que al igual que en otros continentes, luego se habrían extinguido por la competición de los placentarios a comienzos del Terciario. Para Cox, si los mamíferos primarios vivieron en Africa, el problema de su acceso a Australia depende de los tiempos precisos de origen de los marsupiales y placentarios y del tiempo en que una conexión con Australia fue cortada. Sumariando dice Cox, es muy probable que los marsupiales existieron antes que los placentarios, los cuales pueden haber surgido de ellos. Por lo menos es posible que los marsupiales fueron capaces de emigrar a través de Africa,

Antartandia y Australia antes que la masa terrestre de Antartandia-Australia se separara de Africa, y que esto a su vez tuvo lugar antes que los placentarios alcanzaran Antartandia-Australia. Según Cox *(op. cit.)* su teoría sugiere como la de Martin (*Nature*, 225: 197, 1970) la presencia de marsupiales en tierras donde ahora son desconocidos y no registrados en el pasado. Martin (1970) sugirió que los marsupiales se desarrollaron en una masa terrestre situada en el Pacífico Central, sobre el Domo de Darwin, la cual se fragmentó a comienzos del Jurásico; un fragmento derivó hacia el sudoeste para formar la zona del Mar de Coral, con la cual Australia entró en contacto durante su deriva hacia el norte en el Oligoceno, entregando su carga de marsupiales; otra masa derivó hacia el noreste para formar parte de la actual América del Norte. La teoría de Cox disímil a la de Martin, coloca a estos marsupiales desconocidos en tierras que se sabe que han existido, y cuyos movimientos (deriva) no están en conflicto con las teorías generalmente aceptadas de las direcciones del movimiento de los continentes y la expansión del piso marino durante el Mesozoico y Terciario.

A Hoffstetter (1970) le parece significativa la ausencia de Marsupiales en Asia, ya que ni los grandes yacimientos de Mongolia (Cretácico superior y Paleoceno), ni las numerosas localidades del Eoceno (Kazakhstan, Mongolia, Corea, China, Birmania y Pakistán) no han dado restos fósiles. Este Paleontólogo considera como conjetural e improbable la hipótesis de Clemens (1968, Evolution 22), según la cual, los marsupiales habrían penetrado en Asia por el noreste, para seguir los llanos boscosos litorales y alcanzar Australia.

Según Hoffstetter, los grandes conjuntos de marsupiales australianos y neotropicales, presentan entre ellos sorprendentes parecidos, notablemente en las formas carnívoras, pero también en las adaptaciones del tipo "multituberculado". "Selons les données anatomiques, paléontologiques et parasitologiques, il s'agit essentiallment de paralléllismes apparus dans les groupes séparés despuis longtemps, mais dérivant d'une souche commune didelphoïde" (p. 388).

El citado paleontólogo es del parecer que la historia de los marsupiales se desarrolló en una inmensa "guirnalda", Norte y Sud América-Antartandia-Australia, a la cual es necesario agregar accesoriamente Europa, con una incursión discreta y bastante tardía. Esta historia debió comenzar en el Cretácico inferior (pre-Albiano), luego del comienzo de la apertura de los Océanos Indico y Atlántico. Que se tiene derecho a suponer que en sus comienzos (antes del Albiano) Marsupiales y Placentarios se habrían diferenciado gracias a un aislamiento relativo, los primeros en la "guirnalda" ya mencionada, los segundos en el bloque aurasiático (y tal vez en el Africano). Luego, los Placentarios habrían

penetrado en América del Norte (a más tardar en el Albiano), luego en Sud América, pero no habrían podido alcanzar Australia, o al menos en esta época y por esta vía. Pero, todo esto queda esquemático, ya que es difícil decir si se debe considerar como cuna de los marsupiales toda la guirnalda —América-Antartandia-Australia— o solamente uno de estos bloques. Tal vez Norte América haya tenido un papel privilegiado, puesto que los marsupiales están atestiguados desde el Albiano y han presentado una radiación en el Cretácico superior; en cambio, según Sigé (1968) los Didélfidos de Laguna Umayo (Perú) —Cretácico superior— son poco variados y no parecen representar más que una línea norteamericana contemporánea, pero la documentación actual es muy incompleta.

Hoffstetter *(op. cit.)* ha expresado que no se sabe cuándo ni cómo se fragmentó la "guirnalda" mencionada, tampoco es seguro que haya sido continua, de todos modos es fácil imaginar una historia paleogeográfica dando cuenta de dos hechos principales: 1) los Placentarios no llegaron por esta vía a Australia y 2) los Marsupiales australianos y neotropicales han estado aislados genéticamente por lo menos desde el debut del Terciario (p. 391): "Seule la découverte de fossiles en Antarctide permettra de choisir entre las quelques variantes concevables". Ha expresado además que en apoyo de esta interpretación, es significativo de observar que la importancia relativa de los Marsupiales va creciendo, y aquella de los Placentarios decrece —todo a lo largo de la secuencia de los continentes así ordenados—: Asia, Europa, América del Norte, América del Sur, Australia; Africa mal conocida ocupa una posición marginal, y finaliza con (p. 391): "En revanche, l'Antarctide constitue un maillon obligé entre l'Amerique du Sud et l'Australie".

Simpson (1970) reconoce las siguientes taxa supergenéricas en Sud América:

Didelphoidea	
Didelphidae	
Didelphinae	Paleoceno superior-Reciente
Caroloameghiniinae	Eoceno inferior
Sparassocyninae	Plioceno medio-Pleistoceno inferior
Borhyaenidae	
Borhyaeninae	Paleoceno superior-Pleistoceno
Thylacosmilinae	Plioceno-Pleistoceno inferior
Necrolestidae	Mioceno inferior
Caenolestoidea	
Caenolestidae	
Caenolestinae	Eoceno inferior-Reciente
Palaeothentinae	Oligoceno inferior-Mioceno inferior
Abderitinae	" " " "

Polydolopidae	Paleoceno superior-Eoceno inferior
Groeberiidae	Oligoceno inferior
Argyrolagoidea	
Argyrolagidae	Plioceno superior (medio?)
	Pleistoceno inferior (medio?)

Simpson *(op. cit.)* ha fundado la superfamilia Argyrolagoidea, con la familia Argyrolagidae Ameghino 1904, con los siguientes géneros y especies: *Microtragulus argentinus* Amegh., *M. reigi* Simpson, *M. catamarcensis* (L. Kraglievich) Simpson, *Argyrolagus palmeri* Amegh., *A. scagliai* Simpson, *A. parodii* Rusconi.

Este notable e infatigable investigador ha expresado (1970) que las familias y subfamilias reconocidas con la única excepción de los Didelphidae, Didelphinae, solamente son conocidas de Sud América. Que casi seguramente se originaron en este continente y que probablemente siempre han sido endémicas allí. Los Didelfinos sólo son conocidos del Cretácico superior de Norte América y del Paleoceno hasta el Mioceno en América del Norte y Europa. Reaparecieron en el Pleistoceno de Norte América aparentemente como inmigrantes de Sud América, y aunque son los más primitivos de todos los marsupiales conocidos, sobreviven en ambos continentes. Que no hay evidencia directa en donde se originaron y Sud América no debe ser descartada, aunque la evidencia indirecta indica a la Holártica como el lugar de origen más probable. Los didelfinos iniciales fueron probablemente ancestrales a todos los otros marsupiales sudamericanos; todavía no han sido hallados marsupiales anteriores al Paleoceno superior, pero la ya marcada diferenciación de los marsupiales en aquel tiempo implica larga evolución post-didelfina, agregando (p. 58): "Didelphines, wherever they came from, were almost certainly already present in South America in the late Cretaceous".

Ya citamos a los Didélfidos de Laguna Umayo (Perú) del Cretácico superior, en el mismo lugar se recolectó *Perutherium altiplanense* Thaler que fue ubicado como un Condilartro. Simpson (1970, en nota al pie de página 48) ha expresado que este fósil es claramente un mamífero primitivo, pero tanto su edad como sus afinidades son algo dudosas y que casi seguramente no es un marsupial; a su vez Hoffstetter (1970, C. R. Acad. Sc., París, t. 270, Ser. D., n° 25, p: 30330) en (6) escribió "Je rattache *Perutherium* aux Condylarthres, sans exclure definitivament la possibilité que ce soit un Marsupial bunodonte (cf. Caroloameghininae ou groupe particulier)". Casamiquela (1961, 1964: *Physis*, 22: 225; Estudios Icnológicos, Buenos Aires, respectivamente), describió icnitas (huellas) fósiles del Jurásico medio de la provincia de San Cruz (Patagonia) que según él pertenecen a un mamífero. A este respecto Clemens (1966) escribió (p. 20): "Tracks found in Late Jurassic rocks of Argentina

(Casamiquela, 1961) may indicate presence of older Mesozoic mammals, but these could easily be descendants of inmigrants from the Northern Hemisphere that did not give rise to any members of the Cenozoic South American Fauna".

Simpson (1970, en nota al pie de pág. 48) escribió que es muy probablemente *a priori* que mamíferos jurásicos hayan ocurrido en Sud América, pero que aún si ellos fueran claramente identificados, es improbable que aclararan sobre los orígenes directos, geográficos o taxonómicos de taxa y faunas terciarias. "Jurassic mammals of definite identification are known from North America, Europe and Africa, and they do not cast much light on the Tertiary mammals of those continents".

Pearson (1944) era del parecer que los promamíferos primitivos fueron ovíparos y desde este stock ovíparo surgieron los Monotremata, posteriormente un grupo de mamíferos primitivos lograron la viviparidad y desde este stock surgieron los Marsupiales (Didelphia) y los llamados mamíferos placentarios (Monodidelphia).

De acuerdo a este investigador, el marsupial ancestral tenía un tipo de sistema urogenital bastante simple. Cada ducto de Müller estaba probablemente dividido en tres constituyentes como los conocemos ahora, tubo (trompa) de Fallopio, útero y vagina. En los recientes Didelphia y Monodephia, los úteros derecho e izquierdo se aproximan uno a otro medialmente, y en el último grupo pueden coalescer. Por lo tanto, es razonable concluir, agrega, que la convergencia de los úteros estaba presente en el tipo ancestral, desde el cual ambos grupos surgieron y si eso fue así, se seguiría que los marsupiales primitivos también tenían úteros convergentes. Como las porciones post-uterinas de los dos ductos de Müller, en estos marsupiales prototipos, estaban obligadas a pasar laterales a los uréteres habría una tendencia a desarrollar retorcimientos vaginales que son típicos de todos los marsupiales recientes. Estas vaginas primitivas probablemente carecían de culs-de-sac vaginales, y fue por medio de estos simples conductos que la fertilización y el parto se efectuó. En sus extremos caudales las dos vaginas se abrían juntas en el seno urogenital que también recibía una corta uretra desde la vesícula urinaria al mismo nivel. La relación entre uréter y el ducto de Müller como se ve en los marsupiales recientes ya estaba establecida en la forma prototipo, es decir, los uréteres ocupaban una posición medial en relación a los ductos de Müller, lo que es el reverso de la condición en los modernos mamíferos placentarios.

Para Pearson, la culminación en la elaboración del aparato vaginal mediano es alcanzada por los Macropodinae, en los cuales el parto tiene lugar por la vagina media, en cambio en los Didelphidae, que son acep-

tados generalmente como los que más se acercan a la condición prototipo, el parto tiene lugar por un pasaje pseudo-vaginal moderadamente largo.

Según Sharman (1970) la determinación del sexo, involucra a los cromosomas XX hembra y XY macho, es común a los marsupiales y euterios, y probablemente se desarrolló antes de sus existencias separadas. El cromosoma sexual Y es el determinante macho en los marsupiales como en los euterio. Sistemas múltiples de cromosomas sexuales tienen su paralelo en sistemas similares euterianos y ya que ellos ocurren en dos familias de marsupiales y entre miembros distantemente emparentados de la misma familia, se han originado presumiblemente un número de veces, tanto en marsupiales como en euterios. La eliminación somática del cromosoma Y, de acuerdo a Sharman, es una innovación típicamente marsupial confinada a un grupo de bandicutos.

Para el investigador mencionado, el sistema reproductor marsupial, está superficialmente especializado, aunque retiene en común con reptiles y monotremas, una posición media de los uréteres en relación a los ductos pares de Wolff y de Müller del embrión. [(Lillegraven, 1969: 90: menciona investigaciones de Washburn, 1946: Anat. Record, vol. 95: 353, sobre los huesos largos de los marsupiales, los que en contraste a la mayoría de los reptiles tienen epífisis sobre los extremos de esos huesos, pero en muchos casos la unión es demorada y algunas veces la fusión nunca es completada. Así el crecimiento puede ser continuado hasta bien entrada la adultez del animal, una característica común reptiliana)]. En el sistema reproductor euteriano, la migración del punto de origen de los uréteres hasta la parte lateral de los ductos de Wolff en desarrollo, permite la completa fusión en el adulto, de la porción vaginal del tracto reproductor. Esta modificación puede haber permitido el nacimiento del hijo, el que sólo pudo realizar con crecimiento uterino prolongado, luego de la adopción de la secreción placental, innovación puramente euteriana. El fracaso de los marsupiales en desarrollar secreción placental, que en los euterianos prolonga la fase secretoria e inhibe la ovulación, pone límites al período de desarrollo intrauterino.

En todos los mamíferos es hallada una fase secretora o luteal del ciclo del estro, si como se ha sugerido, expresa Sharman, las líneas monotrema y marsupial-euteria, son derivaciones separadas de reptiles mamiferoides, entonces la fase luteal debe ser una evolución premamálica. Que no está necesariamente asociada con la viviparidad, porque en los monotremas el fluido uterino es absorbido por el huevo fertilizado, que durante su pasaje a través del oviducto sufre un limitado desarrollo embriónico. El estrógeno y la progesterona, aparentemente son responsables de los cambios cíclicos en los órganos reproductores, tanto de los marsupiales como de los euterios; estas hormonas tienen una larga historia en la evolución

vertebrádica y tal vez prevertebrádica, aunque la progesterona puede funcionar solamente como hormona en los mamíferos. Finaliza Sharman *(op. cit.)* con "The many unique features of marsupial reproductive phisiology suggest that viviparity evolved separately in eutherian and marsupial stocks after their derivation from a common oviparous ancestor".

Rieck (1970) ha mencionado el hallazgo de dos pulgas asociadas con restos de plantas, peces, crustáceos filópodos y otros insectos en limolitas del *Cretácico inferior*, en Koonwarra, sur de Gippsland, Australia. La fauna consiste principalmente de estadios inmaduros acuáticos de Ephemoptera, Diptera, Coleoptera, Plecoptera y Odonata. También están preservadas las larvas acuáticas de la familia Nannochoristidae (Mecoptera).

Una pulga es del tamaño y forma de un pulícido normal; según Rieck en muchos aspectos es ancestral a las pulgas modernas del género *Echidnophaga* algunas de cuyas especies son endémicas en los marsupiales australianos.

La otra pulga es más interesante, pues combina un abdomen típico de pulga y genitales de macho con una estructura de cabeza muy primitiva. De acuerdo a Rieck, el tipo nematocero de antenas tiende a apoyar la conclusión generalmente aceptada, que las pulgas surgieron de un antecesor de tipo nematocero (díptero).

La presencia de dos tipos diferentes de pulgas en el Cretácico inferior, una de las cuales es similar a las pulgas modernas, indica que los Siphonaptera deben haber tenido una larga historia antes del Cretácico. Dípteros se han registrado del Triásico. En opinión de Rieck *(op. cit.)* es probable que los Sifonápteros surgieron de dípteros nematoceros en el Triásico superior o Jurásico inferior, alrededor del mismo tiempo que los primeros vertebrados de sangre caliente.

Las deducciones en lo concerniente a la asociación ecológica, por lo menos, de la más primitiva de las dos especies de pulgas, con un animal de pelo, y no con un ave, indican, para Rieck, que los Marsupiales deben haber estado presentes en Australia, en un período mucho más anterior que lo que hasta aquí se había concedido, y que esta especie da nueva luz sobre el probable centro de origen y sobre la dispersión inicial de los marsupiales, pues afecta a la zoogeografía de los continentes australes.

El trabajo de Rieck (1970) ha sido cuestionado por Smit (1972), ya que en su opinión no es justificable llamar a esa impresión fósil "una pulga", en vez de referirla por ejemplo, como un insecto perteneciente a un stock ancestral desde el cual las pulgas pueden haber surgido. Además Smit se pregunta como es posible que una pulga altamente especia-

lizada como son los Echinofagoides, ocurriría más o menos junta con una pulga ancestral extremadamente primitiva.

Traub (1972) es del parecer que las pulgas (y otros ectoparásitos) deben haber acompañado a los mamíferos ancestrales en sus migraciones y por lo tanto la zoogeografía y filogenia de las pulgas, deberían dar pistas valiosas en relación con sus huéspedes. Según el autor citado, los datos que se tienen sobre la zoogeografía de las pulgas sugieren que ciertas familias y subfamilias son características del hemisferio austral. Así, por ejemplo, existen tres familias de pulgas australianas que poseen sólidos lazos filogenéticos con Sud América. De éstas, la familia de las Stephanocircidae, se encuentra únicamente en la Región Neotropical y Australia, con una (1) subfamilia endémica en cada una.

Las subfamilias: Stephanocircinae (Australiana) y Craneopsyllinae (Sud América y América Central). Estas subfamilias tienen pronunciadas similitudes, como también diferencias básicas, lo que sugiere largo aislamiento a partir de un antecesor común, más bien que una mera convergencia de adaptaciones morfológicas. La otra familia es la de los Pygiopsillidae, cuyo centro de desarrollo está en la Región australiana, sin embargo hay un género endémico de esta familia en Sud América (con 4 especies) y otro en Etiopía, también endémico (con 14 especies), no hay pygiopsíllidos al norte de América Central, ni en Europa ni en la Región Paleártica de Asia Continental. De todos los géneros conocidos, todos se encuentran en el hemisferio sur, habiendo una (1) sola especie en el Japón. Según Traub *(op. cit.)*, esta familia parece ser de gran antigüedad, como lo indican sus caracteres morfológicos y su afinidad por los huéspedes marsupiales, aunque el género africano parasita a múridos.

La otra familia (3ª) compartida por Australia y Sud América es la de los Hystrichopsyllidae, los miembros de la subfamilia Doratopsyllinae se encuentran en cada área, con 2 tribus endémicas en las primeras y 1 en la última. Todas éstas infestan principalmente marsupiales y es notable que la cuarta tribu de la subfamilia parasita sorícidos y es Holártica (Traub: 585).

Según este autor, a él le parece que la distribución de los Siphonaptera sólo puede ser explicada satisfactoriamente si ciertos grupos de mamíferos y sus pulgas, surgieron en el hemisferio sur, por ejemplo: marsupiales y Stefanocírcidos y Pygiopsyllidos y que, juntos se movieron al norte; similarmente, otros grupos de mamíferos y pulgas se desarrollaron en el hemisferio norte y emigraron en la dirección opuesta.

La principal evidencia para conexiones faunal intercontinentales de los Siphonaptera en el hemisferio austral es al nivel de subfamilias y tribal,

aunque hay algunos ejemplos al nivel genérico. Parecería entonces que los Siphonaptera debe haber estado presente, por lo menos en el nivel de familia en los continentes australes en el Cretácico, a su vez, esto implica, que debe haber habido un largo período previo de evolución, necesariamente involucrando asociación con varios grupos de mamíferos. Si esto es así, el orden Siphonaptera no podría haber surgido más tarde que el período Jurásico, hace más de 150 millones de años. Si el origen de los varios grupos de mamíferos fue igualmente en una fecha anterior que lo que corrientemente es creído por la mayoría de los mamalogistas y paleontólogos, por ejemplo: los roedores en la Región Australiana bastante antes que el Mioceno, los marsupiales o protomarsupiales en Australia antes del Cretácico, etc., entonces la conocida distribución de las pulgas tendría sentido (Traub, *op. cit.*, 587).

Wenzel (1972) escribió sobre la fauna de pulgas de Sud América, diciendo que es notable por su alto porcentaje de taxa —incluyendo familias, subfamilias, tribus y géneros— que son endémicos o casi endémicos. Algunos de éstas están taxonómicamente aisladas, como los Rhopalopsyllidae y Malacopsyllidae y que otras como las Stephanocircidae y Pygiopsyllidae, pertenecen a grupos que están restringidos a Sud América y Australia o que están centrados ahí. Según el autor citado, las actuales distribuciones de estos grupos de pulgas sureñas, sugieren que sus huéspedes originales, fueron marsupiales, pero que, en el transcurso de su historia, han tenido alianza con los marsupiales, roedores y aún aves, pero, cosa muy interesante, no con los edentados. Wenzel (p. 589) expresa que es tentador atribuir la actual distribución de estos grupos a una dispersión gondwánica; pero agrega que si los antecesores de los Pygiopsíllidos y Stefanocírcidos Sudamericanos y australianos fueron marsupiales, como parece razonable sugerir, entonces una distribución gondwánica para éstos no puede haber sido posible. En la actualidad, la evidencia fósil parece indicar que los marsupiales, todavía no se habían desarrollado hacia el tiempo de la presumida ruptura de los continentes sureños (comenzando en el fin del Jurásico y continuando en el Cretácico).

Wenzel, nos da tres explicaciones alternativas para la distribución de estas pulgas:

1ª) Una dispersión gondwánica *vía* antiguos mamíferos como los Multituberculata.

2ª) "Island hopping" (salteamiento por islas) entre Sud América, Antártida y una cadena de islas a Australia.

3ª) Una clásica distribución relicto Matthewsiana como la elaborada por Darlington.

Quentin (1973), estudió Nematodos Oxyurinos parásitos de Roedores, según este investigador los caracteres cefálicos de *Oxyuris stossichi* Setti, 1897, concuerdan perfectamente con aquellas de las especies que clasificó en 1973 en el género *Evaginurus* Skrjabin et Schikhobalova, 1951. De acuerdo al autor citado, el género *Evaginurus* cuenta actualmente de cinco otras especies. Tres de ellas pueden ser fácilmente distinguibles de *E. stossichi* por el dibujo de sus estructuras cefálicas. La distribución del género *Evaginuris* es la siguiente *(op. cit.)*:

E. evoluta es parásita de *Hystrix brachyura* originario de Malasia.

E. stossichi parásita a *Hystrix cristata,* en Eritrea.

E. comparar es parásita de *Erethizon dorsatum* y *E. epixanthum* en América del Norte.

E. samboni y *E. decorata* son respectivamente parásitos de *Coendu villosus* y *C. brandti* en Sud América.

Por lo tanto los huéspedes de los Oxyuros del género *Evaginuris*, comprenden, por una parte Roedores Fiomorfos Hystrícidos del Viejo Mundo y por otra parte Roedores Caviomorfos, Erethizóntidos y Dinómyidos del Nuevo Mundo.

O se encuentra entre esos Roedores de familias diferentes (Hystrícidos y Erethizóntidos) Oxyuros que presentan entre ellos afinidades morfológicas más estrechas que aquellas de los Oxyuros recolectados en el seno de un mismo grupo zoológico (Fiomorfos o Caviomorfos).

Así, la forma de la cápsula bucal de *E. evoluta* parásita de *Hystrix brachyura* coincide más con aquella de *Erethizon* que con aquella de *E. stossichi* parásita de *Hystrix cristata* así, el dibujo de la vista apical de *E. branickii* parásito de Caviomorfo es más aparente a aquel de *E. stossichi* que a las estructuras cefálicas de *E. compar.*

De este hecho, agrega Quentin, se concibe difícilmente, cómo, tales afinidades morfológicas se han podido establecer entre los Oxyuros parásitos de dos grupos zoológicos diferentes, si no es por la existencia en el origen de un tipo morfológico ancestral parasitando a la vez huéspedes (Fiomorfos y Caviomorfos) aparecidos en la misma época geológica, Eoceno-Oligoceno inferior, y presentando entonces áreas de repartición biogeográficas comunes o vecinas.

Tales relaciones no pudieron existir en la zona holártica, pues se dice que el género *Erethizon* de origen neotropical no apareció en Norte América hacia el fin del Terciario (Simpson, 1945), p. 210: "Its reasonably certain that no hystricomophs occurred in North America until the late Tertiary when the single genus *Erethizon* appeared there, obviously an inmigrant from South America", y que la repartición paleogreográfica de la Hystricoideos es únicamente africana y asiática.

Las hipótesis recientes, emitidas por Lavocat (1969) y (1971) de un origen africano de los Roedores Caviomorfos, ya ha permitido en otra línea parasitaria, aquella de los Nematodos Heligmosomas de explicar la presencia de formas comparables a la vez, en los roedores Fiomorfos de Africa y los Caviomorfos de Sud América. (En Desset M. C., 1971, Essai de classification des Nématodes Heligmosones. Corrélations avec la Paléogiogeographie des Hôtes. Mem. Mus. nat. Hist. Nat., París Nelle Sér. A. Zool., 69: 1-126 N. C.).

Lavocat a los Hystricomorfos del Viejo Mundo, tales como los Fiómyidos, y fósiles emparentados, los Tryonómyidos (incluyendos los Petromúrinos), los Hystricoideos y los Bathyérgidos les dio el nombre de Fiomorfos.

Según Hoffsterter (1971) "Les Peuplement Mammalian de l'Amerique du Sud", Simposio Brasileiro de Paleontología. An. Acad. Brasi. Cien., vol. 43, Supl. (1970) a la señora Durette-Desset, una interpretación filogenética la condujo a distinguir en esta familia de Nematodos Héligmosómidos varios conjuntos naturales (razas) de las cuales dos infestan los Caviomorfos. Uno de esos grupos de parásitos (Heligmommellinae-Pudicinae de la señora Dusset), proveniente de formas africanas, tales como *Heligmonella* (género parásito de los Fiomorfos *Thryonomys* y *Atherurus*, se reencuentran en cinco familias de Caviomorfos (Erethizóntidos, Echimyidos, Myocastóridos, Capromyidos y Dasypróctidos) y también en los Sciúridos neotropicales (ardillas). El otro (Viannaiinae de la señora Dusset) propiamente sudamericano, infesta a los Marsupiales neotropicales y (secundariamente), a cuatro familias de Caviomorfos distintas de las precedentes (Cávidos, Hydroquéridos, Cuniculidos y Chinchillídos) también algunos monos Cébidos. Esta repartición es interesante, agrega Hoffstetter. La presencia en cinco familias de Caviomorfos de Heligmosómidos estrechamente emparentados a formas africanas parásitas de Fiomorfos, no puede más que interpretarse admitiendo un origen africano de estos roedores, cuyos antecesores habrían arribado a Sud América, portando sus parásitos. El segundo grupo de Caviomorfos, por el contrario, habría sido contaminado luego de su arribo, por los parásitos ya instalados en Sud América en los Marsupiales. Hoffstetter, agrega que "si uno recuerda que los dos grupos de Roedores, son totalmente distintos y si no nota que el segundo incluye las formas más hipsodontas, se tiene el derecho de suponer que ellos podrían corresponder a dos implantaciones independientes (pero no necesariamente de edades muy diferentes)".

De lo expuesto llegamos necesariamente a la conclusión de que los parásitos son y serán de extrema ayuda en la elucidación de problemas biogeográficos; y en los casos expuestos, la explicación más lógica me parece ser la de la deriva continental de los trozos gondwánicos. En mi

opinión los Marsupiales surgieron en la Antartandia y desde allí se expandieron a Australia y a Sud América, probablemente en el Jurásico superior. Prontamente se diversificaron, y en Australia, siendo una porción más pequeña de la Gondwania y sin enemigos potenciales se adaptaron a la diversidad de nichos ecológicos que conocemos.

Según Tarling (1970) la Gondwania parece haber comenzado a fragmentarse en el Jurásico medio, cuando a lo largo de las costas este de India y Africa se expanden las aguas marinas. Los datos paleomagnéticos sugieren alguna separación de India de Australia en este tiempo, pero se puede presumir que Antartandia todavía estaba conectada a Australia porque esta posición está indicada para tan tarde como el Paleoceno (pág. 19): "Antarctica, in fact, seems to have remained in lower latitudes from Permian times to the present day". Agrega Tarling que el Océano proto-Indico, no parece haber pasado alrededor de Sud Africa hasta el Cretácico superior, sin embargo la evidencia paleomagnética sugiere alguna separación más temprana entre Antartandia y Sud Africa. Esta discrepancia, indica el autor citado, puede reflejar errores en las determinaciones paleomagnéticas, aunque son consistentes con los datos Mesozoicos. Los datos paleomagnéticos sugieren que la apertura inicial tuvo lugar como un movimiento de rotación de Sud América fuera de Africa, antes de una traslación este-oeste. Para el Atlántico Norte hay buena evidencia paleomagnética de que no existió entre Groenlandia y Europa en el Eoceno, pero comenzó a formarse inmediatamente después de este período.

J. J. Veevers *et al* (1971) han concluido su estudio con que Africa/India se separaron de Australia/Antartandia durante el Cretácico, y Australia se separó de Antartandia en el Cenozoico-Eoceno. Para Jones (1971) se puede inferir de la evidencia morfológica y geomagnética que al comienzo del Cenozoico, el Océano Indico Sur no existía y que Australia estaba unida a Antartandia. Australia y Antartandia comenzaron a derivar hace alrededor de 45 millones de años, en el Eoceno medio.

El análisis de la desintegración de la Gondwania condujo a Smith y Hallan (Nature, 225: 346, 1970) a concluir con "much of the initial rifting probably occurred in Jurassic and Lower Cretaceous times, but much of the dispersal occurred in Upper Cretaceous and Tertiary times", generalización que, según Jones, ciertamente parece válida para la separación de Australia y Antartandia.

BIBLIOGRAFIA

AMEGHINO, F., L'Age des Formation Sédimentaires de Patagonie. *Anales Soc. Cient. Argentina,* tomos L y LIV, 1903.

BARRY COX, C., Migrating Marsupials and Drifting Continentes. *Nature,* vol. 226, nº 5247: 767-770, 1970.

CABRERA, A., Datos para el conocimiento de los Dasyuroideos fósiles Argentinos. *Rev. Mus. La Plata,* t. 30: 271-315, 1927.

CAMERON, T. W. M., Parasitology and Evolution. *Trans Roy. Soc. Canada,* vol. XLIV, Ser. III, Secti. 1-20, 1950.

— Parasitismo, evolución y filogenia. *Endeavour,* vol. XI, nº 44: 193-199, 1952.

CARPENTER, F. M., The geological history and evolution of insects. *Annual. Rep. Smith. Inst.,* 1953: 339-350, 1954.

CLEMENS, N. A., Fossil Mammals of the Type Lance Formation Wyoning. Part II. Marsupialia. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.,* vol. 62, 1966.

CROMPTON, A. W., A preliminary description of a new mammal from the upper Triassic of South Africa. *Proc. Zool. Soc. London,* vol. 142, pt. 3: 441-452, 1964.

DAUGHERTY, E. C., Evolution of Zooparasites groups in the Phylum Nematoda, with special reference to Host-Distribution, *J. Parasit.,* 37, nº 4: 353-378, 1951.

GILL, E. D., The paleogeography of Australia in relation to the Migrations of the Marsupial and Men. *Transations New York Acad. Sc. Ser.* II, vol. 28, nº 1: 5-14, 1965.

GOODMAN, J. D., Biogeographical affinities of digenetic trematodes of African amphibious and reptiles. *Second Int. Congr. Parasitology* in *Journ. of Parasit.,* vol. 56, nº 4: 423-424, 1970.

HAYMAN, D. L., et al: Chromosomal and serological studies of the Caenolestids and their implications for Marsupial Evolution. *Nature,* vol. 231, nº 5299: 194-195, 1971.

HOFFSTETTER, R., L'Histoire biogeographique des Marsupiaux et la dichotomie Marsupiaux Placentaire. *C. R. Acad. Sc. París,* t. 271, Serie D: 388-391, 1970.

JONES, J. G., Australia's Cenozoic Drift. *Nature,* vol. 230, nº 5291: 237-239, 1971.

KERMACK, K. A., The cranial structure of the triconodonts. *Phil. Trans. Roy. Soc. London,* ser. B, nº 727, vol. 246, 1963.

KERMACK, D. M., K. A. KERMACK & F. MUSSETT, The Welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris. J. Linn. Soc.* (Zool.), 47, 312: 407-423, 1968.

KIELAN-JAWOROWSKA, Z., Discovery of a Multituberculate Marsupial Bone. *Nature,* 222: 5198, 1091-1092, 1969.

LAVOCAT, R., La systématique des Rongeurs hystricomorphes et la dérive de continents. *C. R. hebs. Séanc. Acad. París.* Sér. D. 269: 1496-97, 1969.

— Affinités systématiques des Caviomorphes et des Phiomorphes et origine africaine des Caviomorphes. Simposio Brasileiro de Paleongología. *An. de Acad. Bras. Cienc.,* vol. 43, supl.: 515-522 (1970), 1971.

LILLEGRAVEN, J. A., Latest cretaceous mammals of upper part of Edmonton Formation of Alberta, Canadá, and Review of Marsupial - Placental Dichotomy in Mammalian Evolution. *Univ. Kansas Paleont. Contrib.* Art. 50 (Vertebrate) 1969.

MARTIN, P. G., The Darwin Rise Hypotesis of the Biogeographical Dispersal of Marsupials. *Nature*, vol. 225, nº 5228: 197-198, 1970.

PATTERSON, B., Early cretaceous Mammals and the evolution of Mammalian molar teeth. *Fieldiana*, Geology, vol. 13, nº 1, 1956.

PEARSON, J., The Female urogenital system of the marsupialia with special reference to the vaginal complex. *Paper I Proc. Roy. Soc. Tasmania*, pp 71-98, pl. X-XII, 1944.

PEARSON, J., The relationships of the porotoidea to the macropodidae (Marsupialia). *Papers I Proc. Roy. Soc. Tasmania* (1949) 211-229, 1950.

PEARSON, J. & J. DE BABAY, The fermale urogenital system of Antechinus (Marsupialia). *Papel I Proc. Roy. Soc. Tasmania* 1950 (1951): 137-141.

QUENTIN, JEAN-CLAUDE, Morphologie et position systématique *d'Oxyuris stossichi* Setti, 1897. Intéret paléobiogéqgraphi que de cette espece. *Bull. Mus. Nat. H. Nat.* Zoologie 122, nº 183: 1403-1498, París, 1973.

RIDE, W. D. L., On the evolution of Australian Marsupials. The evolution of Living Organisms. *A Symposium of the Royal Soc. of Victoria, held in Melbourne*, 26: 281-306, 1959.

— A review of Australian Fossil Marsupialia. *J. Roy Soc. W. Australia*, vol. 47, part. 4: 97-131, 1964.

ROTHSCHILD, M. & T. CLAY, Fleas, Fluks and Cuckoos. A study of Birds Parasites. *Arrow Books*, pp 304, London, Ed. 1961.

RIECK, E. F., Lower Cretaceous Fleas. *Nature*, vol. 227, nº 5259: 746-747, 1970.

SCOTT, W. B., The Later Cenozoic mammalian faunas of South America. *Proc. Eighth Amer. Congr.*, vol. IV: 333-357, Washington, 1942.

— The origin of the mammalian faunas of North and South America. *Paleobiológica*, 253-262, 1928.

SHARMAN, G. B., Reproductive Physilogy of Marsupialia. *Science*, vol. 167, nº 3922: 1221-1228, 1970.

SIMPSON, G. G., Early Cenozoic Mammals of South America. *Proc. Eighth Am. Congr.*, vol. IV: 303-332.

— The Development of marsupials in the South America. *Physis*, t. XIV: 373-398, Buenos Aires, 1938.

— The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. M. N. Hist.* 85: 1-350, 1945.

— The Argyrolagidae, extinct South American Marsupials. *Bull. Mus. Com. Zcology*, Cambridge. Mass., vol. 139, nº 1, 1970.

SIGE, B., Dents de micromammiferes et fragments de coquillas d'oeufs de Dinosauriens dans la faune de Vertébrés du Crétacé superieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes). *C. R. Acad. Sc. París*, t. 267, Ser. D, nº 19: 1495-1498, 1968.

SLAUGHTER, B. H., A Therian from the lower cretaceous (Albian) of Texas. *Postilla*, 93, 1965.

SLAUGHTER, B. H., Earliest known Marsupials. *Science*, 162: 254-255, 1968.

STIRTON, R. A., R. H. TEDFORD & M. O. WOODBURNE, A new tertiary formation and fauna from the Tirari Desert, South Australia-Records. *South Australia. Mus.*, vol. 15, nº 3: 427-462, 1967.

STURKARD, H. W., Trematodes parasites of Insular and relict vertebrates. *J. Parasit.*, vol. 56, nº 6: 1041-1054, 1970.

TARLING, D. H., Gondwanaland, Palaeomagnetism and Continental Drift. *Nature*, vol. 299: nº 5279: 17-21, 1970.

TRAUB, R., The zoogeography of Fleas (Siphonaptera) as supporting the Theory of Continental drift. *J. Med. Ent.*, vol. 9, nº 6: 584-588, 1972.

VEEVERS, J. J., J. G. JONES & O. J. A. TALENT, Indo-Australian Stratigraphy and the configuration and dispersal of Gondwanaland. *Nature*, vol. 229, nº 5284: 383-388, 1971.

WEMYSS, C. T., A preliminary study of marsupial relationships as indicated by the *Precipitin Test. Zoológica*, vol. 38, pt. 4: 173-181, 1953.

WENZEL, R. L., Some observations on the zoogeography of middle and south american ectoparasites. *J. Med. Ent.*, vol. 9, nº 6: 589, 1972.

REVISTA

DEL

MUSEO ARGENTINO DE CIENCIAS NATURALES «BERNARDINO RIVADAVIA»

E INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACIÓN DE LAS CIENCIAS NATURALES

Paleontología, Tomo II, nº 3, agosto de 1977